



Mayo - Agosto 2011 No.4

INTIMIDADES DE LA NATURALEZA ¿SEXO PARA QUÉ?

Editorial

¿Qué es eso del sexo?

César Domínguez, Luis E. Eguiarte

El sexo es muy costoso, como lo demuestra la vida diaria... ¡y no sólo hablando en términos de pesos y centavos! En la naturaleza todos los organismos invierten un porcentaje importante de sus recursos en el sexo, incluyendo grandes cantidades de energía en la producción de gametos, en la búsqueda de pareja, en el cortejo y apareamiento, y en la producción y cuidado de la progenie. Por si fuera poco, todas estas actividades reproductivas pueden resultar muy peligrosas (debido a depredadores, enfermedades venéreas, etc.). A pesar de sus costos y riesgos, la mayoría de las especies de la tierra, tanto plantas y animales como microorganismos, se reproducen por la vía sexual, aunque potencialmente podrían propagarse asexualmente. Esto ha obligado a los biólogos a proponer que el sexo ofrece ventajas evolutivas a corto y/o largo plazo. Sin embargo, la pregunta de porqué hay reproducción sexual, constituye una paradoja evolutiva. Es decir, si un genotipo funciona bien en un ambiente particular, ¿entonces porqué no se perpetúa a lo largo de las generaciones? ¿Por qué la naturaleza destruye las efímeras combinaciones de genes que conocemos como genotipos y cada generación forma nuevas combinaciones que tienen el riesgo de ser peores que el genotipo original? De hecho, la mayor parte de los estudios teóricos indican que el sexo es favorecido en ambientes extremos, muy cambiantes o impredecibles, en los que no hay ninguna certeza de que el genotipo de los progenitores vaya a ser adecuado. La moraleja es que la mejor estrategia en ambientes impredecibles es producir una progenie muy variable con la esperanza de que alguno de estos hijos tenga un genotipo que funcione en el nuevo ambiente.

En pocas palabras, aún estamos lejos de entender cabalmente porqué existe el sexo. Tampoco queda claro, por ejemplo, porqué sólo hay dos sexos (machos y

DIRECTORIO

Universidad Nacional Autónoma de México

Dr. José Narro Robles
Rector

Dr. Eduardo Barzana
Secretario General

Lic. Enrique de Val
Secretario Administrativo

Mtro. Javier de la Fuente Hdez.
Secretario de Desarrollo Institucional

MC. Ramiro Jesús Sandoval
Secretario de Servicios a la Comunidad

Lic. Luis Raúl González Pérez
Abogado General

Enrique Balp Díaz
Director General de Comunicación Social

Dr. Carlos Arámburo de la Hoz
Coordinador de la Investigación Científica

Instituto de Ecología

Dr. César A. Domínguez Pérez-Tejada
Director

Dr. Luis Eguiarte Fruns
Editor

Biól. Gabriela Jiménez Casas
M. en I.B.B. Laura Espinosa Asuar
Asistentes editoriales

L. D. G. Julia Marín Vázquez
Diseño

Oikos= es una publicación cuatrimestral del Instituto de Ecología de la UNAM. Su contenido puede reproducirse, siempre y cuando se cite la fuente y el autor. Instituto de Ecología, UNAM Circuito Exterior S/N, anexo Jardín Botánico, C.U., Del. Coyoacán, C.P. 04510 México, D.F. Tel.: 56 22 89 96. Web: www.ecologia.unam.mx. Cualquier comentario, opinión y correspondencia, favor de dirigirla a las siguientes direcciones: difusion@ecologia.unam.mx; Apartado Postal 70-275, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, México, D.F. O a los faxes: (52 55) 56-16-19-76 y 56-22-89-95. Con atención a: Programa de Difusión del Instituto de Ecología, UNAM












Imagen de la portada tomada del sitio: http://www.fondos10.net/wp-content/uploads/2010/02/Mariposa-sobre-una-flor-roja.jpg



hembras) y no tres o más. Aún con todas estas incógnitas, la investigación sobre la sexualidad ha sido un campo fértil para todo tipo de estudios ecológicos y evolutivos. No es sorprendente que el mismo Charles Darwin haya dedicado varios de sus libros al estudio de la biología reproductiva de las plantas con flores y que incluyera infinidad de ejemplos de este tema en sus obras.

Los investigadores del Instituto de Ecología han sido asiduos seguidores de esta tradición y este número de *Oikos=* presenta algunos ejemplos de los estudios sobre sexualidad que se han hecho a lo largo de sus 15 años de historia. Dice un famoso tango que 20 años no es nada, obviamente 15 son todavía menos. Aún así, este tiempo ha sido suficiente para dejar una huella en la ecología mexicana. Estamos convencidos de que a pesar de su juventud, el Instituto de Ecología ha logrado ganarse un lugar privilegiado entre las instituciones científicas del país y del mundo. Iniciemos esta celebración con un número de *Oikos=* dedicado al sexo, uno de los fenómenos paradigmáticos de la biología.

Dr. Luis Eguiarte es Investigador del laboratorio de Evolución Molecular y Experimental (Dpto. de Ecología Evolutiva) y estudia la ecología y evolución de las plantas, bacterias y animales de México, usando marcadores genéticos.

Dr. César Domínguez es Investigador Titular del Laboratorio de Interacción Planta Animal (Dpto. de Ecología Evolutiva). Sus investigaciones se enfocan en biología evolutiva, en particular en la evolución de la sexualidad de las plantas y las interacciones bióticas. Actualmente es Director del Instituto de Ecología.



Catarinas *(coccinella septempunctata)*. Imagen tomada del sitio: http://www.bing.com/images/search?q=coccinella+septempunctata+couple





Sexo, bestialismo y necrofilia en bacterias, (o porqué ya no venden antibióticos sin receta)

Valeria Souza y Luis E. Eguiarte

¡Las bacterias nos rodean! Existe una diversidad asombrosa de bacterias dentro y fuera de nuestros cuerpos, misma que apenas comienza a entenderse. Además de causarnos enfermedades, las bacterias dominan los ciclos ecológicos de la tierra, tienen la mayor diversidad de vías metabólicas y de especies de todos los organismos y por si fuera poco, existían mucho antes que nosotros, los animales. Para realmente entender cómo funciona la ecología de nuestro planeta es indispensable estudiar a los microbios, y por eso desde hace más de 20 años iniciamos un ambicioso proyecto para evaluar su diversidad, ecología y evolución en México.

Tiempo atrás nos preocupó una aparente paradoja de la genética de las bacterias. Ellas son completamente diferentes de nosotros. No sólo por su tamaño, o por no tener núcleo, como nos enseñan desde la primaria: las bacterias no tienen sexos (no hay hembras o machos), ni nunca los han tenido. Comparadas con nosotros, las bacterias son organismos inusuales en cuanto a su reproducción, ya que no necesitan de un padre y una madre para tener hijos; su reproducción es libre de mecanismos que generen nuevas combinaciones, se concreta a una división celular que produce dos bacterias genéticamente idénticas. Sólo se necesita que la célula esté suficientemente gorda (que acumule suficientes recursos) para que se active la duplicación del ADN y su consecuente repartición en dos células hijas idénticas que son producto de la bipartición. Así, todas las bacterias deberían ser el equivalente microscópico del más profundo y absoluto celibato, unas "bacterias monjitas" hechas y derechas.

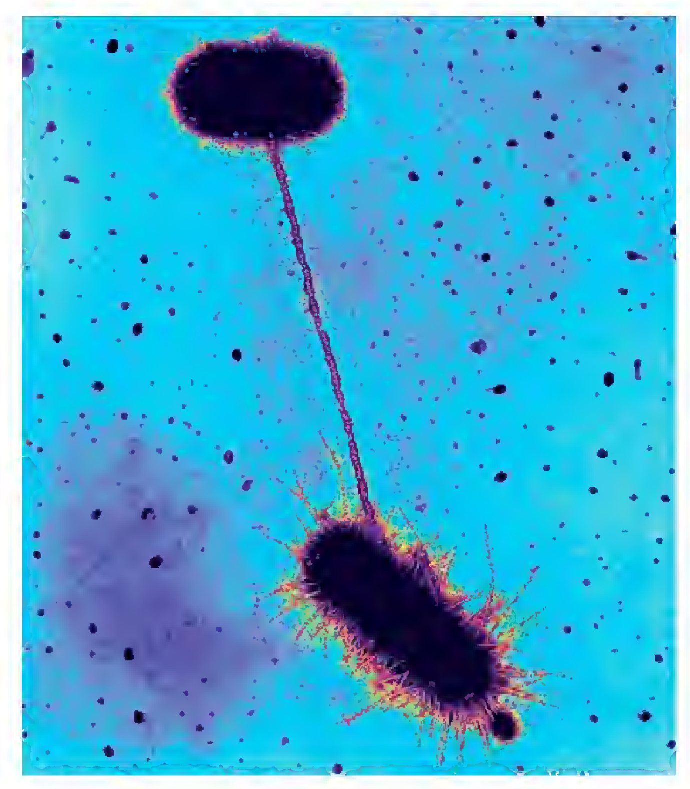
Esta era la idea dominante en la literatura científica cuando Valeria inició su doctorado trabajando con poblaciones silvestres de *Rhizobium*, una bacteria fijadora del nitrógeno. Según este modelo de las "bacterias monjitas", toda la diversidad bacteriana se originó de una forma clonal, manteniendo el más riguroso voto de castidad, y cada linaje tendría sus propias mutaciones particulares, únicas y diferentes de los otros linajes. ¡Pero los datos mostraban lo contrario! Las diferentes versiones de los genes que Valeria estudiaba, se encontraban en diferentes combinaciones en las cepas. Los datos sugerían que, muy lejos de ser una célibes monjas, estas bacterias parecían lo contrario, unas auténticas muchachas de



Imagen tomada del sitio: http://1st-art-gallery.com/thumbnail/134536/1/The-Burial-Of-A-Nun,-From-$271$27abbaye-De-Port-Royal$27,-C-170.jpg

la vida alegre. Por otro lado, nos preocupaba profundamente la evidencia de la creciente resistencia bacteriana a los antibióticos, que indicaba que los genes de resistencia se estaban moviendo libremente entre cepas de una sola especie... ¡y entre especies!

En realidad debemos de admitir que desde hacía muchos años la genética bacteriana había descrito eventos de re-



Sexualidad bacteriana: conjugación. Imagen tomada del sitio: http://sharonapbio-taxonimy.wikispaces.com/archaea

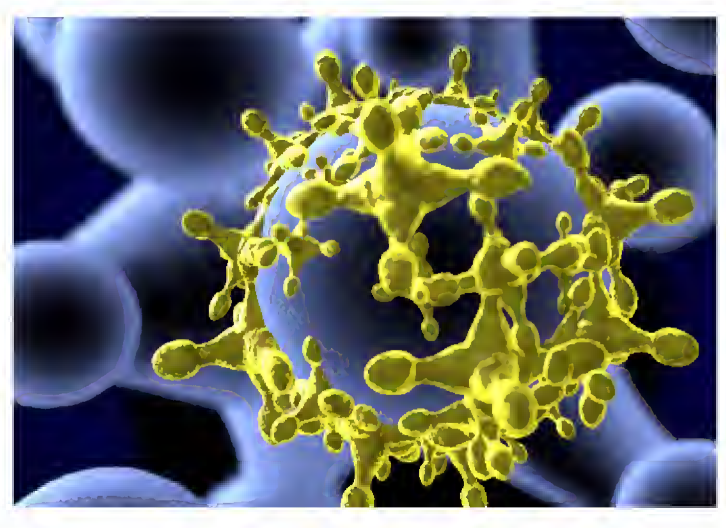
combinación genética en bacterias, pero se creía que eran muy poco comunes y la literatura afirmaba que estos eventos no dejaban traza en las poblaciones. Por ejemplo, se sabía que si una bacteria con un factor que podemos llamar F+, se encontraba con otra bacteria con un factor F-, se establece un puente entre ellas por donde pasa un cromosoma duplicado de la F+ a la F-. Si hay homología (similitud entre genes) en el cromosoma de la F-, la bacteria incorpora parte del genoma de la F+. Este tipo de recombinación es llamada *conjugación* y ocurre entre bacterias de la misma especie, aunque sólo se ha demostrado en algunas especies parece ser un fenómeno más bien raro. Esta recombinación equivale más o menos a la sexualidad a la que estamos acostumbrados. Pero es un tipo de sexualidad muy diferente a la nuestra, ya que es independiente de la reproducción (no se producen nuevas células), y lo que sucede es que el genoma de una cepa (la receptora F-) queda alterado al substituir parte de su información original por la información de la cepa donadora. ¡Imagínense que cada vez que tuvieran sexo su genotipo cambiara! ¡Al día siguiente, con sólo verlos, sus amigos sabrían con quién se acostaron! Este sería el sexo bacteriano "legal", entre individuos de la misma especie bacteriana. Los datos indican que es raro en la naturaleza, ya que las condiciones óptimas para este intercambio de genes son difíciles, y además hay muy pocos individuos donadores (i.e, "machos", o con factor F+).

El sexo favorito de las bacterias involucra bestialismo (esto es, sexo con otras especies) y necrofilia (¡sexo con los muertos!). La necrofilia bacteriana funciona cuando se incorpora el ADN de otras bacterias ya muertas. El nombre técnico de esta sexualidad es *transformación*, y lo que sucede es que una bacteria incorpora pedazos de material genético homólogos (equivalentes o parecidos al de la bacteria) que están en el ambiente, entremezclándolos con su propio genoma (los recombina). Actualmente se considera a este asombroso tipo de sexualidad como la más primitiva, ya que los genes involucrados en este proceso son parte de los genes que probablemente ya estaban presentes en el ancestro de todos los seres vivos actuales (bacterias,

arqueas, plantas, hongos y animales). Al mismo tiempo son genes que también participan en la reparación del ADN, ya que pueden parchar el material genético roto utilizando un pedazo nuevo similar al que se rompió. Existen algunos grupos bacterianos especializados en la necrofilia, como los neumococos (causantes de pulmonías), que rutinariamente adquieren nuevos genes necrofílicamente, aunque no son tan perversos y no llegan al bestialismo, ya que tienen mucho cuidado al incorporar solamente el ADN de sus hermanos y parientes cercanos.

Sin embargo, en casos de emergencia, aparentemente todos los linajes bacterianos estudiados son capaces de cometer bestialismo, porque pueden incorporar material genético de cualquier bacteria, aún evolutivamente lejana. Si la bacteria se encuentra en condiciones de mucho estrés (poco alimento, por ejemplo) y se está muriendo, incorpora ADN extraño con la esperanza de que éste le ayude a sobrevivir. Este proceso se conoce como "reparación SOS", en el cual la bacteria deja de reconocer lo que es "propio" y lo que es "ajeno". Las células que sobreviven a este proceso extremo son literalmente pequeños monstruos "Frankestein", armados con pedazos de organismos diferentes. Gracias a que se han explotado estas habilidades de las bacterias para tomar genes raros en situaciones de estrés, ha sido posible el desarrollo de la ingeniería genética

Sin embargo, a pesar de lo fascinante (o repugnante, según sus sensibilidades, queridos lectores) que puede ser esta necrofilia genética con posibles tintes de bestialismo, el modo de sexualidad bacteriana más común es la promovida por los virus. ¡Imagínense que después de un buen catarro, mutemos porque además de tener la enfermedad, también nos quedáramos con algunos de los genes del virus que nos contagió! Los virus son los depredadores más importantes del mundo microscópico y se ha estimado que en el mar, por ejemplo, existe una infinidad de virus por cada bacteria. De hecho, estos virus matan cada día a una gran proporción de la población bacteriana que habita el mar. En general, los virus invaden a las bacterias para obligarlas a copiar su propio código genético y así generar más virus. En ocasiones algunos virus sólo se incorporan en el genoma bacteriano, quedan "dormidos", y se replican con todo y bacteria, esperando el momento correcto para expresarse y atacar nuevas víctimas. Algunos de estos virus "durmientes" se separan del genoma bacteriano donde se habían escondido y se llevan un pedazo de ADN de esta bacteria. Este proceso produce un genoma híbrido (con una parte viral y otra parte bacteriana) empacado en la proteína del virus listo para insertarse en otra bacteria. Si el virus logra infectar diferentes linajes de bacterias, entonces


Virus



este material genético bacteriano que llevaba será incorporado en grupos de bacterias muy diferentes, donde podría ser expresado (o no), dependiendo de qué información contenga. Este proceso de conoce como *transducción*.

La pregunta relevante a estas alturas del texto es ¿porqué me debe interesar la sexualidad de las bacterias? Queridos lectores: la sexualidad bacteriana no es sólo un caso de voyeurismo científico, sino que se ha convertido en un asunto de vida o muerte en el siglo XXI. Hace unos 50 años, los médicos creyeron que las enfermedades bacterianas eran un asunto del pasado, ya que la penicilina nos había librado de ellas, incluso en algunas escuelas de medicina se sugirió eliminar los cursos de microbiología. Fuimos soberbios e ignorábamos la sexualidad y la ecología evolutiva de nuestras pequeñas compañeras, las bacterias. No tomamos en cuenta los procesos evolutivos que han dominado la vida en la tierra desde su principio. El hongo *Penicillum* produce la penicilina para eliminar a la competencia de sus vecinas microscópicas más cercanas y así obtener sus nutrientes, ante lo cual, las vecinas bacterianas se han defendido de este ataque evolucionando mecanismos de resistencia. De hecho, la resistencia a la penicilina está ampliamente distribuida en cepas silvestres de numerosas bacterias no asociadas a humanos. Fue relativamente trivial y rápido que estos genes de resistencia a la penicilina se distribuyeran en las diferentes especies de bacterias que causan enfermedades en humanos, empleando los mecanismos de sexualidad y recombinación que ya explicamos.

La idea obvia de las compañías farmacéuticas fue desarrollar nuevos antibióticos y recomendar que se aumentaran las concentraciones usadas. Pero era sólo una cuestión de tiempo para que se repitiera el ciclo evolutivo observado en la penicilina y que surgieran nuevas variedades resistentes a los nuevos antibióticos. En particular, los hospitales son un punto clave en este proceso, ya que en un mismo sitio juntamos a la gente más enferma (que además son las personas más susceptibles a las infecciones) con las concentraciones más altas de bacterias patógenas y antibióticos. Así, en los hospitales tenemos procesos de



Hongo *Penicillum*





selección natural extrema para las bacterias que favorecen la respuesta SOS y el movimiento de resistencia a diversos antibióticos entre cepas, generándose "Frankesteins" resistentes a todos los antibióticos conocidos. Estas cepas "mejoradas" pueden infectar a los enfermos más susceptibles sin que tengan que ir muy lejos, y así se amplifica un evento raro (como el adquirir información genética muy particular como respuesta al estrés), convirtiéndolo en un verdadero problema de salud pública.

Por otra parte tenemos políticas públicas que deciden utilizar o no antibióticos ante tal o cual tipo de enfermedad y tienden a ignorar a las infecciones crónicas (por pensar que son menores). Las personas con infecciones crónicas pueden ser reservorios constantes de patógenos potencialmente graves que van desarrollando mecanismos de resistencia. Para colmo tenemos nuestras formas modernas de producir alimentos, que incluyen utilizar antibióticos en plantas y animales a bajas dosis, lo que aumenta la productividad, pero al mismo tiempo selecciona resistencia en bacterias silvestres, las cuales pueden entrar en contacto con nosotros a través de la cadena alimenticia y podrían llegar a crear epidemias difíciles de controlar.

¿Qué tenemos que hacer ante esta especie de bomba de tiempo en la salud pública? No hay una respuesta sencilla, pero un primer paso es entender que la resistencia a los diferentes antibióticos es simplemente el producto de la ecología evolutiva bacteriana. La reciente prohibición a la venta de antibióticos sin receta tal vez sea un avance, aunque dada la falta de médicos en muchas partes de México, es posible que no sea la mejor de las medidas. Nosotros hubiéramos recomendado como primer paso la suspensión del uso de antibióticos en dosis bajas en la producción de alimentos y en todo tipo de productos de limpieza caseros, en jabones, ropa y juguetes para niños, etc. etc., ya que esto amplifica la selección y la distribución de las resistencias a los antibióticos.

Sobre todo, creemos que se necesita tener una política congruente, basada en el cuidadoso seguimiento epidemiológico en los hospitales. Es necesario implementar el uso de herramientas moleculares modernas, económicas y prácticas donde se tipifiquen las resistencias de las bacterias más abundantes y se puedan seguir los genotipos que causan problemas con un antibiótico particular. Por ejemplo, no se debe utilizar el mismo antibiótico en todos los pacientes de todos hospitales, garantizando la pronta evolución de resistencia. Se necesitan buenos

datos sobre los mecanismos que causan las enfermedades bacterianas y también sobre las resistencias a antibióticos particulares y con esta información recetar los antibióticos adecuados. Además, se requeriría de un plan nacional para continuar desarrollando nuevos antibióticos y por otro lado que se desarrollen mecanismos científicos para controlar a las bacterias patogénicas.

En el Instituto de Ecología llevamos años estudiando y describiendo estas resistencias y tratando de entender cuáles son los mecanismos de patogenicidad de las bacterias entéricas. Hemos llevado a cabo análisis para conocer la manera en que actúan los antibióticos en diferentes poblaciones naturales de microorganismos. También estamos produciendo información relevante y desarrollando herramientas para simplificar estos análisis moleculares. Muchos de los resultados de nuestra investigación son muy técnicos, pero los lectores interesados pueden encontrar diferentes tesis y artículos en la página de internet: http://www.ecologia.unam.mx/laboratorios/evolucionmolecular/

Dra. Valeria Souza Saldívar es Investigadora del laboratorio de Evolución Molecular y Experimental (Dpto. de Ecología Evolutiva). Su pregunta fundamentalmente es ¿porqué hay tanta especies de microbios? y la trata de responder con herramientas de ecología evolutiva y evolución molecular.

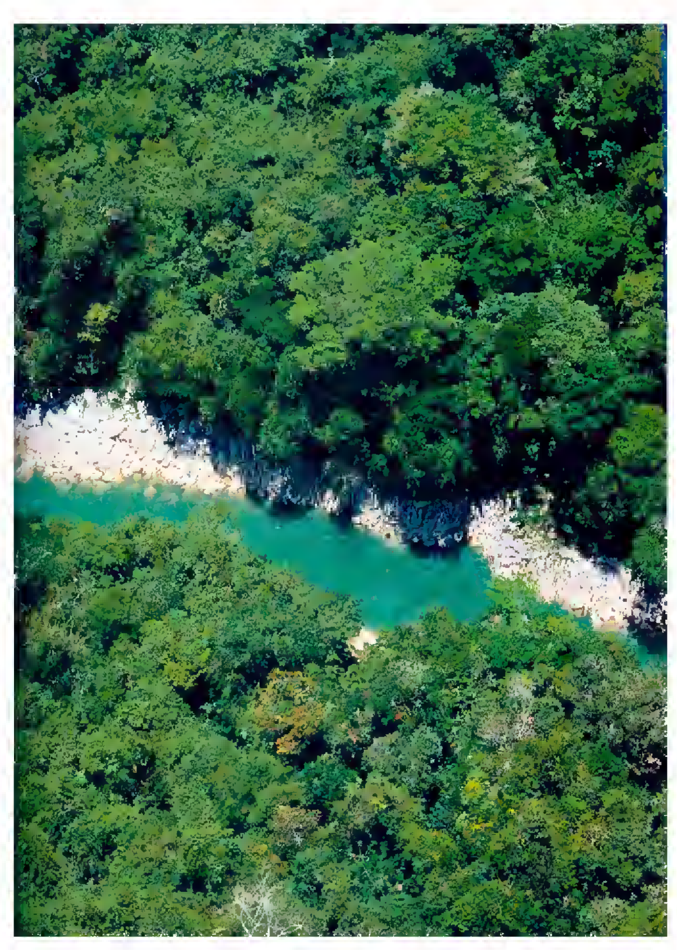
Dr. Luis Eguiarte es Investigador del laboratorio de Evolución Molecular y Experimental (Dpto. de Ecología Evolutiva) y estudia la ecología y evolución de las plantas, bacterias y animales de México, usando marcadores genéticos.


Todos los derechos adquiridos para (c)ImaginaVet



Lo siento, ¡no hablamos el mismo idioma!

Constantino Macías Garcia


Los ríos son barreras geográficas

La diversidad biológica se puede medir como el número de especies que se encuentran naturalmente en una región. Este número es el resultado del balance entre la generación y la extinción de especies. Llamamos especiación al proceso por el cual se generan nuevas especies, pero esto es, como muchos otros, un término que se aplica a varios fenómenos diferentes. Por ejemplo, puede ser que una especie se modifique gradualmente hasta ser irreconocible -o sea, hasta convertirse en una nueva especie-. Es difícil estudiar este tipo de especiación, que llamamos filética, ya que requiere muchísimo tiempo, y no resulta fácil decidir cuándo la especie original ha dejado de existir y cuándo ha aparecido la nueva. Además no es muy interesante. Por un lado no genera mayor diversidad ya que se empieza con una especie y se termina con una especie. Por otra parte, para que ocurra especiación filética sólo se requiere de cambios graduales en los organismos, por ejemplo como resultado de modificaciones en el ambiente seguidas de adaptación mediante selección natural. En cambio la especiación que resulta de la división de una en dos (o más) especies está llena de incógnitas interesantes. Es casi seguro que esta forma de especiación inicia cuando las poblaciones que constituyen una especie quedan separadas por barreras geográficas como ríos, mares y montañas. Lo que no es claro es qué condiciones promueven la divergencia una vez que se separan las poblaciones ancestrales. ¿Es la separación geográfica suficiente para generar nuevas especies, o hay otras fuerzas que colaboran en el proceso? Y ¿cómo decidimos que ha ocurrido la especiación? ¿Hay atributos de las especies que promueven la especiación? De ser así, ¿podemos en última instancia encontrar “genes” que facilitan la especiación? Una clave importante para contestar estas preguntas es el estudio del aislamiento reproductivo.

Sí, el aislamiento reproductivo es la medida de la especiación. Entonces nosotros somos una especie diferente de los árboles de manzana porque no podemos reproducirnos con ellos. En realidad nuestro linaje no ha podido reproducirse con el de los manzanos por algunos

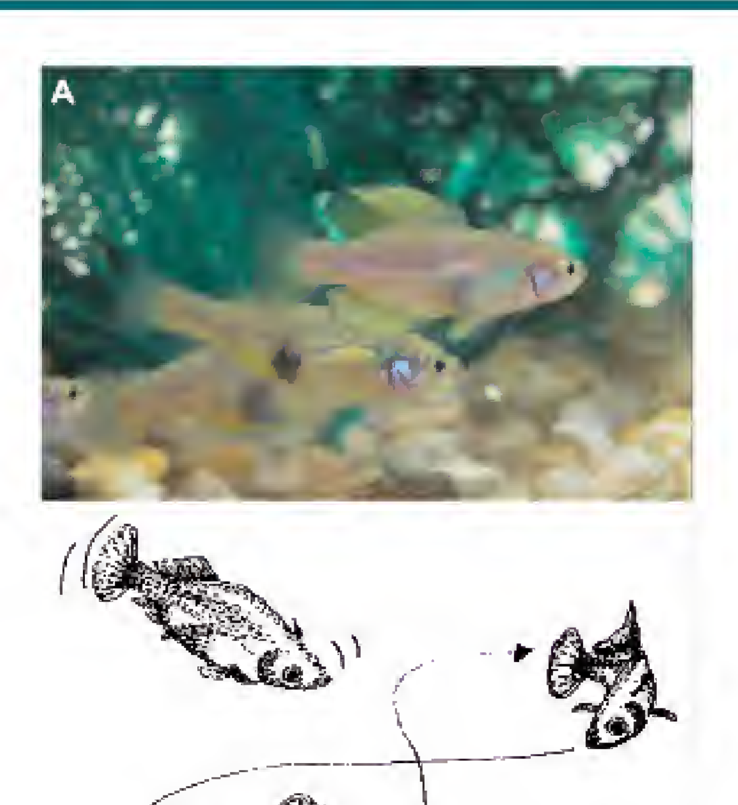
cientos de millones de años (como 1500 millones de años para ser "exacto"), pero no por ello el argumento es falso. Sería mejor, en todo caso, decir que no podemos y *no queremos* reproducirnos con los manzanos, y nuestros linajes se habrían separado de manera igualmente efectiva si, aunque pudiéramos reproducirnos con ellos, simplemente no quisiéramos hacerlo. El argumento es válido entre cualquier par de especies, como borregos y leones, mariposas y guacamayas, etc. pero desde luego es mucho más interesante estudiar cómo ocurre el aislamiento reproductivo entre especies de reciente formación -o mejor aún entre poblaciones que parecen estar en proceso de convertirse en especies, o sea entre *especies incipientes*-, y no entre especies cuyos linajes llevan millones de años sin entrecruzarse.

El aislamiento reproductivo entre especies incipientes de animales, como insinuaba más arriba, puede ocurrir cuando los organismos de diferentes linajes no *pueden* o no *quieren* procrear. El primer caso es normalmente el resultado de que las poblaciones en que se divide una especie vayan experimentando mutaciones gradualmente -por azar- que eventualmente hacen incompatibles sus genitales (como ocurre con muchas especies hermanas de insectos) o sus genomas. La incompatibilidad genética se manifiesta en la producción de híbridos que no son viables, o que son estériles. Este proceso es también lento, depende del azar, y puede ser reversible si los cruces entre los dos linajes incompatibles son tan frecuentes que se selecciona favorablemente cualquier mutación que restituye la fertilidad de dichos cruces.

Ahora bien, si entre los miembros de la especie cuyas poblaciones están diferenciándose los apareamientos no ocurren normalmente al azar, sino que son resultado de *elección de pareja*, el aislamiento reproductivo entre poblaciones puede evolucionar más rápidamente. En esas especies, como en el pez amarillo (*Girardinichthys multiradiatus*) que estudiamos en mi laboratorio, lo normal es que las hembras se apareen solamente con una fracción reducida de los machos disponibles. Como se trata de peces vivíparos, la fecundación es interna y en estos peces sólo puede ocurrir si las hembras cooperan. Ellas aceptan aparearse con machos que tienen aletas grandes y coloridas y que hacen el tipo correcto de danzas de cortejo. Como las danzas, las aletas grandes, y los colores llamativos son atributos que pueden atraer depredadores, estorbar las maniobras para evitar sus ataques, o simplemente ser costosos de producir, la expresión de esas señales puede ser un buen indicador de la calidad del macho. Esa sería una razón suficiente para que las hembras acepten procrear con los machos cuyas señales de cortejo -porque eso son todos estos ornamentos- sean llamativas... O quizá no. Resulta que la magnitud de los ornamentos es normalmente promovida por



Pez amarillo (*Girardinichthys multiradiatus*)



Un modelo para estudiar especiación: pez amarillo (*Girardinichthys multiradiatus*) A: Macho colocándose en frente de la hembra (con las aletas más pequeñas) al inicio de la danza de cortejo en forma de 8 (esquematizada en B). La predisposición a ejecutar esta danza es alta entre los machos de algunas poblaciones, y muy baja entre los machos de otras. Lo mismo sucede con los otros cinco componentes de cortejo de esta especie. Figura A: fotograma extraído de una secuencia de video filmada por Oscar Sánchez Macouzet. Figura B: dibujo de Marco Pineda.

la elección de pareja, pero frenada por la selección natural. Por ejemplo, en localidades donde la depredación por culebras de agua es intensa, los machos del pez amarillo tienen aletas menores que en sitios con menos serpientes. En esos lugares no les conviene a las hembras ser demasiado "fijadas", pues tardarían mucho en encontrar a la pareja adecuada -si es que la encuentran-.

Es más enigmática la diferencia que hemos encontrado en los estilos de cortejo entre peces de diferentes localidades. Resulta que los machos tienen seis conductas distintas que pueden utilizar al cortejar a las hembras, pero la tendencia a usar cada una, así como el tiempo que pasan ejecutándola, difiere entre poblaciones. Esas diferencias son tan consistentes que nos permiten decir con bastante certeza de qué población viene un macho al que vemos cortejar. No sabemos cuáles son las causas de que haya tales diferencias, pero nos recuerdan a los dialectos de ciertas aves -y más distantemente a los dialectos humanos-, sin embargo tenemos algunas pistas. Cuando los machos adultos se encuentran con hembras de otra localidad (no es algo que pase mucho en la naturaleza, ¡pero en nuestro laboratorio hacemos que pase de vez en cuando!), modifican bastante su estilo de cortejo, pero no logran imitar el estilo que tienen los machos de la localidad de donde viene la hembra. Ahora sabemos que ellas -las

hembras- también responden de forma diferente a lo que hacen los machos. Parece, pues, que los machos se "confunden" al notar que las hembras responden en forma inesperada a sus danzas, y como consecuencia modifican su estilo de cortejo. La desgracia, en este caso, es que no logran dar con el estilo de cortejo que a la hembra le resultaría atractivo -o por lo menos normal-. Tenemos datos muy recientes que sugieren que estas diferencias son en parte debidas al ambiente social en el que se desarrollan los peces, pero eso no es ningún consuelo para los machos que se topan con una "forastera". Lo más probable es que, en respuesta a sus afanosos esfuerzos por seducirla, ella les conteste con el acuático equivalente de: "lo siento, no hablamos el mismo idioma".



Constantino Macías Garcia se dedica al estudio de la selección sexual en peces, aves, ranas... y de las consecuencias de este proceso en la extinción y en la generación de especies. Ha incursionado cada vez más en el campo híbrido que estudia la relación entre el comportamiento animal y la conservación biológica. Publica activamente en revistas especializadas y mantiene colaboraciones de intercambio académico con colegas en Escocia y en España.

La genética de la flor y la sexualidad de las plantas

Adriana Garay-Arroyo, Berenice García-Ponce, Rigoberto V. Pérez-Ruiz, Alma Piñeyro-Nelson y María De La Paz Sánchez

La sexualidad y la evolución de la mayor parte de las plantas que nos rodean y alimentan (las angiospermas) gira alrededor de sus flores; sin embargo, aún quedan muchas interrogantes sobre las bases genéticas que favorecen que las flores sean al mismo tiempo tan conservadas en su estructura básica y tan variables en sus detalles. Nuestra curiosidad por entender a las flores no es nada nuevo; desde tiempos remotos el ser humano se ha preguntado sobre su origen, su modo de desarrollo y las fuerzas naturales que dieron paso a la gran diversidad vegetal existente. Al inicio, el interés del humano se concentraba en conocer las plantas en función de su valor de uso, pero luego le fueron surgiendo preguntas en torno a su desarrollo y relaciones de parentesco. Dichas preguntas datan desde la época de los griegos y diferentes culturas fueron creando sus propios sistemas de organización y descripción de la flora con la que convivían. Este fenómeno se exacerbó en Europa desde el Renacimiento, cuando se comenzó a tener registro de la flora y fauna exótica procedente de otros continentes. Sin embargo, la flor como estructura no adquirió la importancia botánica que tiene ahora sino hasta que Carl von Linné estableció, en 1753, un sistema de clasificación taxonómica (*Species Plantarum*) con base fundamentalmente en la estructura de la flor. A partir de ese momento, el entender cómo se generaba esta estructura y sus variantes en diferentes linajes de angiospermas ocupó el tiempo y mente de los morfólogos de los siguientes dos siglos, entre ellos, de Johann Wolfgang von Goethe.



Foto: Alma Piñeyro Nelson

De todas las plantas, sólo las espermatofitas, que agrupan a las gimnospermas y a las angiospermas, tienen estructuras reproductivas con semillas en sentido estricto y de éstas, sólo las angiospermas tienen flores. Las flores tienen un conjunto de características que las hacen únicas, como son: 1) la presencia de un carpelo, conocido también como gineceo o pistilo, que constituye el órgano femenino de las flores y dentro del cual se desarrollan primero los óvulos y después de la fertilización, los embriones (Fig. 1). Este carpelo tiene como característica fundamental el estar conformado por dos integumentos que protegen a los óvulos. Otras caracterís-

ticas importantes de las flores son 2) el eje floral esta condensado en verticilos; o sea, órganos que están unidos al eje de la flor a un mismo nivel (y no en una espiral, como las hojas); 3) la gran mayoría tiene órganos masculinos y femeninos en una sola flor; es decir, las flores son hermafroditas (Fig. 1); 4) presentan un perianto (los dos o más verticilos que rodean a los órganos sexuales) que usualmente incluye pétalos, que son la parte de la flor que resulta atractiva para los polinizadores dado su color y forma (Fig. 1) y 5) tiene una doble fertilización que da lugar a un embrión diploide (con dos juegos de cromosomas, como nosotros) y un endospermo (tejido nutritivo que alimenta al embrión) triploide, producto de la fusión de un núcleo central diploide y una de las células espermáticas del polen (teniendo al final tres juegos de cromosomas). No todas las flores tienen todas las características, pero en términos generales, poseen al menos, un carpelo con dos integumentos y doble fertilización.



Figura 1. Flor de *Arabidopsis thaliana*, mostrando los cuatro órganos florales: sépalos, pétalos, estambres y carpelos, presentes en esta especie y en la mayoría de las angiospermas. Foto y figura: Rigoberto Pérez

Se ha especulado que parte del éxito adaptativo de las angiospermas radica tanto en su gran plasticidad floral y reproductiva, como en las interacciones mutualistas que diferentes linajes de plantas con flor han establecido con polinizadores, fenómeno que se ha agrupado en categorías llamadas “síndromes florales”.

Los orígenes de la flor

Indudablemente el origen de las plantas terrestres (embriofitas) fue uno de los eventos evolutivos más importantes de la historia de la tierra y ocurrió hace unos 450 millones de años. A partir de este momento, hubo una enorme diversificación y propagación de las plantas que cambió la biósfera e hizo posible la colonización de la tierra por los animales, originando los actuales y complejos ecosistemas terrestres.

La diversidad de plantas terrestres es muy grande, desde las plantas con semilla, los musgos, los helechos y otros grupos menos conocidos y que tienen nombres enigmáticos como hepáticas, antoceros y licopodiófitos. Se ha hecho un cálculo tentativo, con base en datos moleculares, de que la antigüedad de las plantas con semilla es de aproximadamente 285-300 millones de años, aunque se desconoce el momento exacto de la aparición de las plantas con flores (angiospermas), ya que el registro fósil es incompleto.

Uno de los fósiles mas antiguos encontrados hasta el momento es el de una planta acuática con flores, *Archaefructus*, que se descubrió en 1998 en el noreste de China y se calcula vivió hace 125 millones de años. Se le ubica dentro del grupo de las angiospermas por tener un carpelo que recubre a las semillas a



Collage: Alma Piñeyro Nelson

pesar de que sus flores son unisexuales (o sea, son o masculinas o femeninas) y no tienen sépalos ni pétalos. Por suerte, se están encontrando nuevos fósiles que pudieran incrementar nuestros conocimientos de las primeras angiospermas; sin embargo hasta el momento, el fósil más antiguo es *Archaefructus*, lo cual nos deja un periodo de unos 170 millones de años sin registro.

Afortunadamente contamos con otros recursos para tratar de entender cómo fueron las angiospermas "basales o primitivas", y las filogenias moleculares han permitido proponer a ciertas especies de plantas que poseen características que se piensa, son arcaicas, y por lo tanto, se pueden considerar como los "eslabones perdidos" que permiten hacer inferencias sobre el origen y la evolución temprana de las angiospermas. Este conjunto de plantas están agrupadas en un grado llamado "ANA" que incluye a *Amborella trichopoda* junto con las Nymphaeales y Austrobaileyales. Las flores de este grado son de formas variables y presentan en varios casos, órganos del perianto no diferenciados en sépalos y pétalos (que se les conoce como tépalos); órganos estaminoides (que corresponde a la parte masculina de esta flores y son estambres rudimentarios, estériles o abortados), arreglos peculiares de los órganos florales y un mayor número de verticilos florales. Gracias a estas especies, ahora podemos refinar nuestras hipótesis sobre cómo era la morfología de las primeras flores.

Además del origen de la flor como estructura única, otra pregunta que intriga

a los biólogos evolutivos es el hecho de que en poco tiempo (en aproximadamente 10 millones de años) las angiospermas ancestrales se diversificaran, tanto y tan rápidamente que constituyeran una auténtica radiación adaptativa. Actualmente, 9 de cada 10 plantas terrestres son angiospermas y éstas ocupan prácticamente todos los ecosistemas de la tierra, presentan diversos modos de vida y proveen de alimentos a los humanos de manera directa o indirecta y muchos de sus derivados son empleados para la manufactura de ropa, medicinas, papel, madera y resinas.

Las bases genéticas del desarrollo de la flor

En la década de los setentas del siglo pasado, gracias a los avances en la biología molecular y echando mano de los conocimientos que se tenían de la morfología y fisiología vegetal, la genética clásica y la agronomía, se comenzaron los primeros esfuerzos para tratar de establecer los fundamentos de la genética del desarrollo de las plantas. En esta tarea se incorporaron tanto las nuevas herramientas generadas para el estudio de las bases genéticas del desarrollo de animales, en donde ya se habían caracterizado las bases genéticas de la morfogénesis, así como herramientas propias de las



Foto: Alma Piñeyro Nelson

plantas (la transformación genética mediada por la bacteria patógena *Agrobacterium tumefasciens*).

En organismos multicelulares, el desarrollo se lleva a cabo a partir de una célula (el cigoto), la cual va transitando por diferentes etapas hasta dar lugar a un organismo completo, en donde se establecen y diferencian estructuras complejas conformadas por linajes celulares muy distintos entre sí. Incorporando los avances en la genética del desarrollo en animales, se concluyó que la expresión genética diferenciada del conjunto total de genes existentes en un organismo juega un papel importante no sólo en el desarrollo de un organismo particular, sino en generar la diversidad de seres vivos pluricelulares que encontramos en la naturaleza.

En el caso de las angiospermas, la identidad de la flor como estructura parece estar dirigida por un grupo pequeño de genes homeóticos (es decir, genes que determinan la identidad de los órganos y que, al no estar activados, dan paso a estructuras “aberrantes” u “homeóticas”, donde o faltan órganos o unos sustituyen a otros) activos durante el desarrollo de los órganos que formarán la flor. Así, los cambios de algunos genes homeóticos involucrados en el desarrollo pueden ser importantes para dar lugar a innovaciones evolutivas. Por lo anterior, es imprescindible entender las bases genéticas de la evolución del desarrollo; en otras palabras, es necesario determinar cuáles son los componentes genéticos que han sido fundamentales para el establecimiento de patrones de desarrollo que se han modificado a través del tiempo, y que han producido nuevos planes corporales. Cada una de las característi-

cas que definen a una flor podrían estar asociadas a un programa genético del desarrollo, y nosotros queremos presentar en este artículo el modelo del desarrollo genético de la identidad de los órganos florales.

Los genes MADS-box tipo II (o MIKC)

Las plantas con flor, a pesar de ser muy numerosas (alrededor de 240,000 especies) y superficialmente diversas, son esencialmente homogéneas en términos del patrón morfológico básico, de sus mecanismos reproductivos y su historia de vida. A final de la década de 1980 se comenzó a elucidar la base genética del desarrollo floral, en estudios con plantas mutantes que presentaban flores aberrantes en dos diferentes organismos modelo: *Antirrhinum majus* (llamado en México "perritos") y *Arabidopsis thaliana* (Fig. 1). En estas mutantes homeóticas se encontraban cambios en la posición e identidad de los órganos florales (sépalos, pétalos, estambres y carpelos). Para inicios de los años noventa, los genes responsables de estas aberraciones habían sido clonados y caracterizados molecular y funcionalmente para encontrar que todos eran factores de transcripción –es decir, codificaban para proteínas que modulan la expresión de otros genes- y la gran mayoría pertenecía a una familia genética que fue bautizada como MADS-box, por contener un dominio MADS de unión al ADN. Los genes MADS-box están altamente conservados y se han encontrado en todos los organismos eucariontes, donde juegan papeles fundamentales durante el desarrollo y la diferenciación celular de plantas, animales y hongos . El nombre "MADS" viene de las iniciales de los genes ***M****ini Chromosome Maintenance1* de *Saccharomyces cerevisiae*; ***A****GAMOUS* de *Arabidopsis thaliana*; ***D****EFICIENS* de *Antirrhinum majus* y ***S****ERUM RESPONSE FACTOR* de humano. Con respecto a las flores, 4 de los 5 genes que son necesarios para especificar la identidad de los órganos florales (ver más adelante) son genes MADS-box tipo II (MIKC) que regulan la expresión de otros genes que están involucrados, de manera directa o indirecta, en la formación de la flor.



Foto: Alma Piñeyro Nelson

La flor se ha convertido en un sistema modelo que ha permitido estudiar las bases genéticas del desarrollo y cómo se forman patrones en plantas y eucariontes en general, ya que su plan corporal fundamental está conservado en la mayor parte de las angiospermas superiores y existe un modelo genético que explica las diferentes identidades de los órganos florales durante el desarrollo: el modelo ABC de la identidad floral.

El Modelo ABC de identidad floral

Este modelo propone una interacción combinatoria entre tres clases de genes homeóticos (A, B y C), cuya actividad es necesaria para especificar cada uno de

los cuatro verticilos florales presentes en las flores hermafroditas. Estas flores presentan, típicamente, cuatro diferentes órganos, dispuestos en cuatro verticilos concéntricos dentro del meristemo floral que darán paso de afuera hacia el centro de la flor, a los sépalos, pétalos, estambres y carpelos. El primer verticilo, el más externo, como se muestra en la Figura 2, consiste de sépalos verdes que se parecen a hojas y está especificado por la función A [genes *APETALA1* y *2*; *AP1* y *AP2*]. El segundo verticilo está compuesto de pétalos, usualmente coloridos, de diferentes tamaños y formas y está especificado por la combinación de los genes de la función A y B [Fig. 2, genes *AP1* y *AP2* más genes B; *APETALA3* y *PISTILLATA* (*AP3* y *PI*)]. El tercer verticilo contiene los órganos reproductivos masculinos, los estambres, que van a producir al polen, y está especificado por la función de genes B y C [Fig. 2, *AP3* y *PI*, más el gen C, *AGAMOUS* (*AG*)]. El cuarto verticilo, donde se encuentra el carpelo, está especificado únicamente por la función "C"; y el modelo también predice que la función A y la función C se reprimen mutuamente; como se muestra en la Figura 2.

Estudiar a organismos mutantes nos permite averiguar las funciones de ciertos genes. Estas funciones pueden ser inferidas a partir de analizar qué órganos se pierden o se modifican cuando un gen particular se encuentra mutado e inutilizado. Bajo esta lógica, se ha encontrado que para los mutantes que no tienen la función "A" se pierde la capacidad de formar sépalos y pétalos, mientras que la función "C" se expande a toda la flor, dando lugar a una flor que tiene, de fuera hacia dentro, carpelos, estambres, estambres y carpelos. Los mutantes sin función "B" pierden la capacidad de formar pétalos y estambres, mientras que las funciones "A" y "C" actúan solas en dos de cuatro órganos, y se forma una flor que tiene, de afuera hacia dentro, sépalos, sépalos, carpelos y carpelos; en mutantes sin función "C" se pierde la capacidad de generar estambres y carpelos, mientras que la función "A" se expande a toda la flor, dando origen a flores que tienen sépalos, pétalos, pétalos y órganos sepaloides (ver Fig. 2). Además, estas flores generan flores dentro de flores una y otra vez, sin detenerse.

Con este modelo se demostró que existen genes que son capaces de regular programas genéticos necesarios para el desarrollo de un órgano en particular.

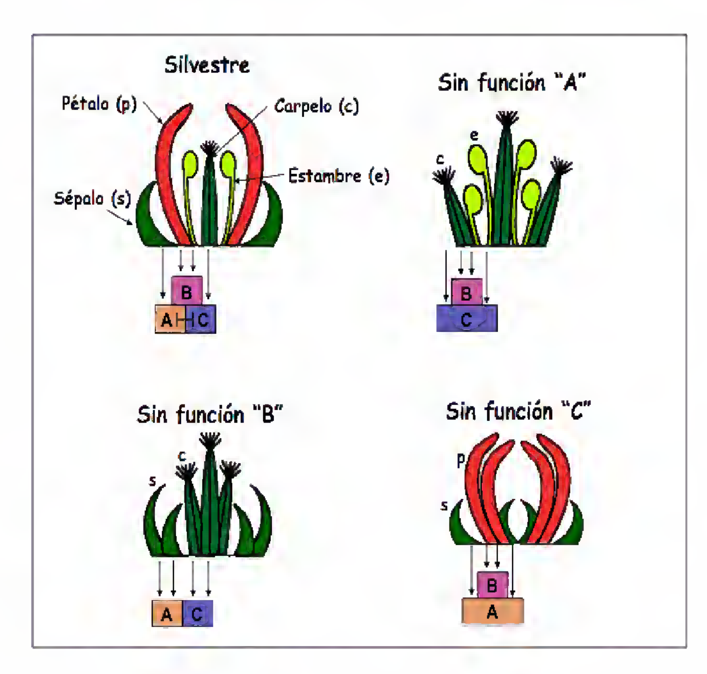


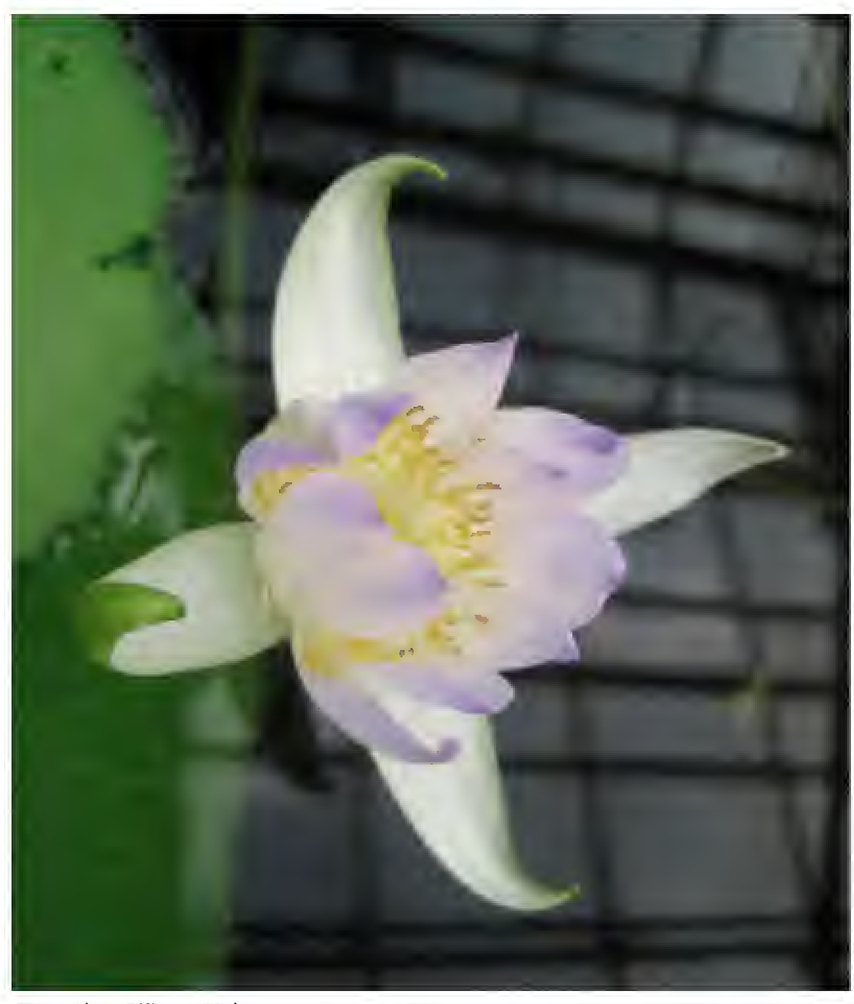
Figura 2. En esta figura se muestra la organización de los cuatro verticilos en el fenotipo de tipo silvestre y tres esquemas de la conversión de órganos florales que ocurren en las diferentes plantas mutantes para los genes de la función A, B ó C, según lo estudiado en *A. thaliana*. Por cuestiones meramente esquemáticas sólo se muestran las funciones de los genes en la mitad de la flor, pero lo mismo sucede en la otra mitad en imagen especular. En el texto se explican los fenotipos de las flores de plantas mutantes en los genes que dan lugar a las diferentes funciones. Diseño de figura: Rigoberto Pérez.

En resumen

Los genes ABC especifican el desarrollo de los órganos florales, y podemos con-

cluir que el análisis de sus mutantes, la caracterización de estos genes, así como las reconstrucciones filogenéticas hechas con los mismos, han permitido hacer inferencias acerca del origen y la evolución de la flor, como son las modificaciones en la función B que han permitido tener flores con varias capas de pétalos o sin pétalos del todo, así como entender porqué algunas plantas –como el fósil *Archaefructus*-, sólo tienen flores macho o hembra. Sin embargo, apenas estamos empezando a entender diferentes aspectos genéticos del desarrollo de las flores. Por ejemplo, no queda claro cómo se establece tanto espacial como temporalmente el plan básico de la flor; cómo se generan, transmiten y perciben las señales moleculares que determinan el desarrollo floral; falta profundizar en cómo se regulan las diferentes funciones del modelo ABC, y tampoco conocemos cuáles son las vías ni los mecanismos de la evolución floral.

Información de esta índole nos servirá para entender la evolución de la sexualidad en las plantas con semilla, tanto en general, como en linajes específicos, así como tener mayor capacidad de hacer análisis comparativos entre las plantas con flor. En nuestro laboratorio dentro del Instituto de Ecología, hemos trabajado con genes MADS-box II MIKC, línea de investigación que inició la Dra. Elena Álvarez-Buylla y que ahora se ha expandido para entender no sólo la evolución de la flor, sino también, cómo esta familia de factores transcripcionales afecta la homeostasis y el ciclo celular de los nichos de células troncales en la raíz de *Arabidopsis thaliana*. Este tema interesante será tratado en otra contribución.


Foto: Alma Piñeyro Nelson



Para saber más

La literatura del campo es muy técnica, pero los lectores interesados pueden revisar las siguientes referencias:

Alvarez-Buylla, E.R., Benítez Keinrad, M., Corvera, A., Chaos Cador, A., de Folter, S., Gamboa de Buen, A., Garay-Arroyo, A., García-Ponce, B., Jaimes-Miranda, F., Pérez-Ruiz, R., Piñeyro, A., Sánchez Corrales, Y.E. (2010). Flower development. Publicado en Arabidopsis Book 1-57pp. http://www.bioone.org/doi/full/10.1043/tab.00127

Bowman, J.L., Smyth, D.R., Meyerowitz E.M. (1989) Genes Directing Flower Development in Arabidopsis. The Plant Cell, 1:37-52.

Smyth, D.R. (2005). Morphogenesis of flowers—our evolving view. Plant Cell. 17(2):330-41. Review.

Theissen, G. Y Melzer, R. (2007). Molecular mechanisms underlying origin and diversification of the angiosperm flower. Ann Bot. 100(3):603-19. Review.

Dra. Ma. De La Paz Sánchez Jiménez es Investigadora Asociada del Laboratorio de Genética Molecular, Evolución y Desarrollo de Plantas (Dpto. de Ecología Funcional). Su área de investigación es la regulación epigenética y biología molecular de plantas.

Dra. Adriana Garay Arroyo es Investigadora Titular del Laboratorio de Genética Molecular, Evolución y Desarrollo de Plantas (Dpto. de Ecología Funcional). Su área de investigación tiene que ver con estudiar los mecanismos moleculares del desarrollo de la flor y de la raíz de *A. thaliana*.

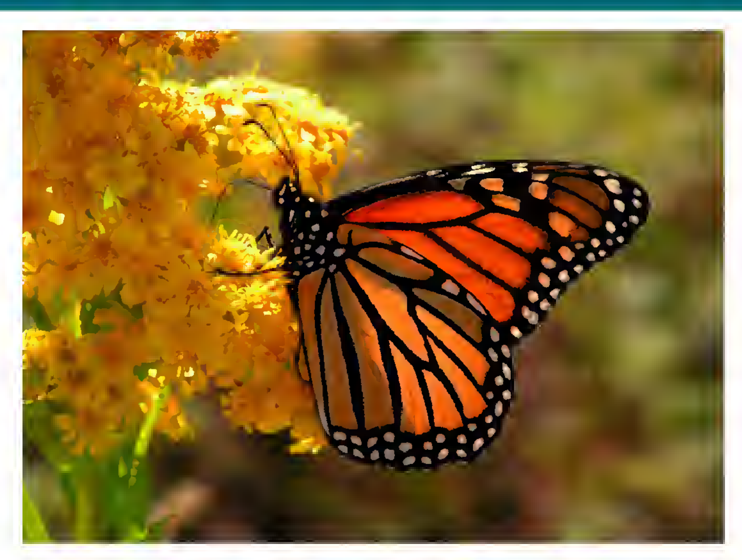
M. en C. Rigoberto V. Pérez Ruiz es Técnico Académico Titular del Laboratorio de Genética Molecular, Evolución y Desarrollo de Plantas (Dpto. de Ecología Funcional), del Instituto de Ecología.

Biól. Alma Piñeyro Nelson es estudiante de doctorado (Posgrado en Ciencias Biomédicas) en el Laboratorio de Genética Molecular, Evolución y Desarrollo de Plantas (Dpto. de Ecología Funcional), del Instituto de Ecología. Estudia el desarrollo floral de *Lacandonia schismatica*.

Dra. Berenice García Ponce de León es Investigadora Titular del Laboratorio de Genética Molecular, Evolución y Desarrollo de Plantas (Dpto. de Ecología Funcional). Estudia los eventos moleculares implicados en la transición a la floración principalmente en la planta modelo *Arabidopsis thaliana*. Tambien participa en el estudio de los genes MADS-box del desarrollo floral. Como segunda línea de investigación está trabajando en los tropismos de las plantas y en cómo una señal física se traduce en una señalización química vía el citoesqueleto.

El maltrato sexual (en las mariposas)

Carlos Cordero



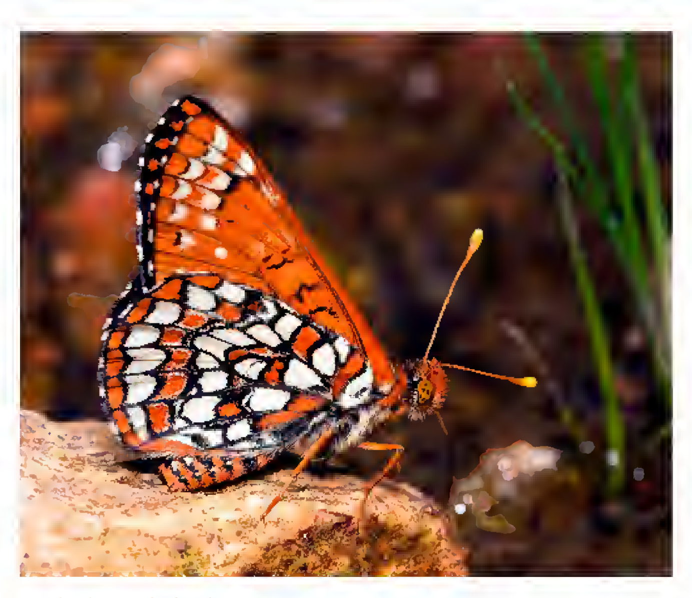
Mariposa monarca (*Danaus plexippus*). Imagen tomada del sitio: http://expedicionmexico.net/wp-content/uploads/2010/12/monarca.jpg

Las mariposas son frecuentemente utilizadas como símbolos de la delicadeza y la fragilidad. Sin embargo, lo que sabemos de algunas de ellas y lo que sospechamos de muchas otras me lleva a pensar que nuestra opinión acerca de la personalidad de estos hermosos insectos podría ser totalmente equivocada. Primero los hechos.

Miriam Rothschild, una extraordinaria entomóloga británica (además de aristócrata y activista política que ha promovido leyes contra la discriminación de los homosexuales y de personas con capacidades diferentes), se refirió a los machos de las mariposas monarca (*Danaus plexippus*) como el ejemplo típico del "cerdo chovinista". Yo he estado presente durante la época de apareamiento en uno de los sitios de hibernación de Michoacán y puedo entender el punto de vista de la naturalista Rothschild. En las monarcas no existen los correteos juguetones entre parejas, ni los elegantes vuelos de cortejo característicos de muchas mariposas. Los machos tampoco rocían a las hembras con sus sutiles perfumes afrodisíacos (llamados feromonas) en un intento por seducirlas. En las mariposas monarca, cuando un macho ve a una hembra (o algo que se le parezca) se lanza detrás de ella a toda velocidad hasta chocar con ella, atrapándola; de hecho, uno escucha el ruido del golpe incluso a dos o tres metros de distancia. Como resultado de estos choques las parejas caen al suelo, donde forcejean por periodos que van de unos pocos segundos hasta media hora. Durante estos forcejeos el macho intenta copular aparentemente a la fuerza y en el proceso la hembra puede salir bastante maltratada. De acuerdo con los expertos, un tercio de los forcejeos entre machos y hembras culmina en una cópula. En ocasiones las parejas forcejeando atraen la atención de otros machos que se unen al pleito e intentan copular, aunque a veces resulta difícil saber si están luchando por copular con la hembra o con el otro macho. A veces los machos persiguen y tiran al suelo a otros machos comportándose como si quisieran copular con ellos..., lo que a veces ocurre. ¿Será que los machos no son capaces de

distinguir hembras de machos o algunos preferirán aparearse con individuos de su mismo sexo? Lo cierto es que en los forcejeos y cópulas homosexuales los machos también pueden sufrir daños. De hecho, la agresividad sexual de los machos es tan grande que acosan y a veces se aparean con machos y hembras de otras especies, tanto parientes cercanos (*Danaus chrysippus*), como especies más distantes (*Vanessa virginiensis* y *Heliconius hecale)*, a los cuales también pueden dañar e incluso matar. Los daños que pueden infligir los machos son muy variados, van de patas y antenas dobladas, pasando por alas maltratadas durante los forcejeos en el suelo (aunque las alas de las monarcas son especialmente resistentes, más que las de sus parientes cercanos), hasta la perforación del abdomen o del tracto genital con el pene. El pene de la mayoría de las mariposas consta de un tubo más o menos endurecido (llamado falo), dentro del cual se encuentra un tubo membranoso (llamado endofalo) que durante la cópula es evertido dentro de la hembra, permitiendo que la penetración sea más profunda y el eyaculado se deposite dentro de la estructura femenina denominada *corpus bursae*. El falo de las monarcas es más duro, angosto y puntiagudo que el de otras especies de su mismo género, lo que lo convierte en un instrumento peligroso, sobre todo cuando se utiliza en individuos (machos o hembras) de otras especies, ya que las hembras de las monarcas presentan un tubo genital suficientemente endurecido y largo como para evitar ser dañado por el falo (siempre y cuando, por supuesto, éste sea introducido en el lugar y de la forma adecuada).

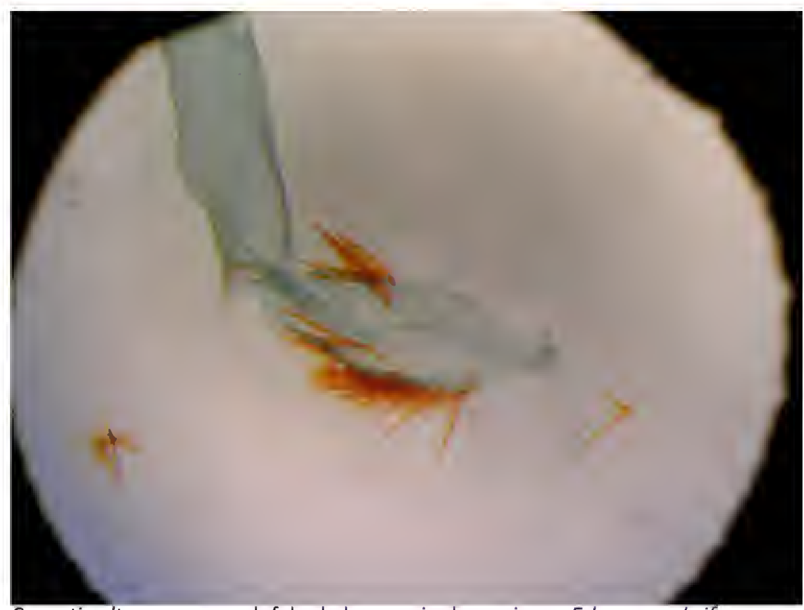
El comportamiento sexual de las monarcas parece ser atípico de las mariposas (aunque existe un breve reporte que indica que los machos de la mariposa *Cethosia*



Euphydryas chalcedona

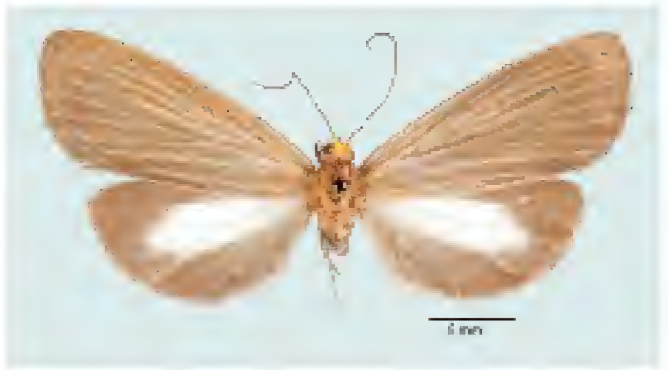
biblis y de las especies del género *Acraea* también persiguen, chocan y tiran al suelo a las hembras, para luego intentar aparearse con ellas). Sin embargo, es posible que, al menos con respecto a algunas especies, las diferencias no sean cualitativas, sino de grado a juzgar por los reportes de machos que cortejan insistentemente a otros machos (por ejemplo en *Cyaniris semiargus*), llegando en ocasiones a consumarse apareamientos homosexuales (por ejemplo en *Euphydryas editha*). *Eucheira socialis* es una especie endémica de México que es particularmente desprejuiciada, ya que los machos, además de copular entre sí ocasionalmente, practican la necrofilia (se han reportado apareamientos entre machos y hembras recientemente muertas[1]) y el *menage à trois* (se han descubierto tríos de dos machos y una hembra en cópula; esto también se ha observado en *Phyciodes phaon* y *Euphydryas chalcedona*). También hay observaciones de otras especies de mariposas machos que cortejan a individuos (machos o hembras) de especies diferentes a la suya. En muchos casos estas especies son parientes cercanos, lo que hace comprensible la "confusión", pero existen algunos ejemplos

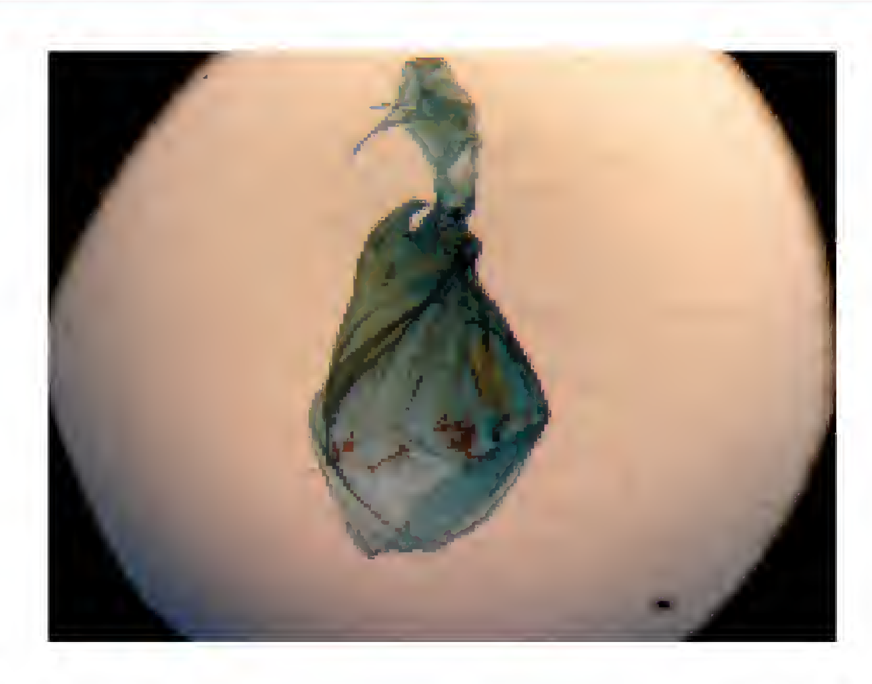
[1] En nuestra memorable visita al santuario de las mariposas monarca observamos a un macho intentando aparearse con el cadáver de otro macho.


Cornuti caltrop en un endofalo de la especie de mariposa *Erbessa umbrifera*.
Foto: Carlos Cordero

extremos como el de los machos de la mariposa *Thorybes pylades* (familia Hesperiidae) que cortejan con insistencia e intentan aparearse con machos de la polilla *Euclidina cuspidea* (familia Noctuidae). También existen observaciones de apareamientos heterosexuales entre individuos de distintas especies (por ejemplo entre *Castalius rosimon* × *Talicada nyseus*) y al menos hay un reporte de un apareamiento homosexual entre machos de dos géneros distintos (*Speyeria mormonia* × *Cercyonis pegala*).

Ahora pasemos a las especulaciones. Hay varias sospechas, pero me concentraré en un caso particular. En muchas especies de mariposas, el endofalo tiene una o varias estructuras duras sobre su superficie, generalmente en forma de espina, llamadas *cornuti*. En dos especies de mariposas nocturnas del género *Yponomeuta*, la doctora Aletta Bakker observó que las espinas —que se encuentran cerca de la punta del endofalo y se abren como si fueran el armazón de un paraguas al evertirse el endofalo dentro de la hembra— perforan el tracto genital de las hembras, en particular el *corpus bursae*. Varias especies de mariposas tienen espinas de apariencia mucho más amenazadora que las de *Yponomeuta* pero no tenemos idea de qué hacen dentro de la hembra. ¿Será que también ellas perforan o desagarran los genitales femeninos? Existen algunas especies en las que ha evolucionado un tipo particular de *cornuti* conocido como deciduo (del latín *dēciduus*, “caer”), y se llama así debido a que el endofalo se desprende durante la cópula y se queda almacenado dentro del tracto genital femenino (generalmente en el *corpus bursae*). En muchos casos los *cornuti* deciduos son simplemente espinas (aunque su tamaño, número y posición sobre el endofalo puede variar), pero existe un tipo muy particular, denominado *cornuti caltrop*, que los taxónomos describen como “en forma de estrella” (*star-shaped*) y que a mi me parecen diminutos erizos de mar con las espinas muy


Scotura nervosa © Jim Miller. Tomada del sitio http://www.discoverlife.org/mp/20p?see=I_JSM538&res=640



Corpus bursae (tracto genital femenino) de la mariposa *Scotura nervosa*. En su interior se observan los *carnuti caltrop*, y uno de ellos está perforando la estructura. Foto: Carlos Cordero.

largas, los cuales han evolucionado (y también se han perdido) independientemente en varias ocasiones y que están presentes en al menos unas 400 especies. Yo estudié ocho especies de la familia de polillas Notodontidae en las que existen *cornuti caltrop* y encontré que en dos de ellas estas estructuras perforan el *corpus bursae*.

¿Por qué los machos maltratan a las hembras previamente a la cópula? ¿Por qué las lastiman internamente con sus *cornuti*? ¿Es un accidente o están diseñados para ese fin? En el caso de las "violaciones" cometidas por los machos de las monarcas, se piensa que éstas no son producidas por machos con problemas sicológicos, sino que son adaptaciones evolutivas. Al acercarse la época de migrar de regreso al norte, la mayor parte de las reservas de grasas y proteínas de los machos ya fueron utilizadas para sobrevivir durante el invierno, por lo que su probabilidad de sobrevivir la migración es baja. Por eso es mejor (en términos de hijos producidos) aparearse antes de migrar, aunque las hembras no sean sexualmente receptivas, ya que los espermatozoides pueden permanecer viables dentro de ellas durante varias semanas.

Las espinas de los machos (*los cornuti*) podrían haber evolucionado con el fin dañar a las hembras. Por ejemplo, los machos podrían beneficiarse al lastimar el tracto genital de las hembras si éstas retrasan su siguiente cópula —que con toda seguridad será con un macho distinto cuyos espermatozoides competirían por la fertilización de los huevos con los del macho previo —para dar tiempo a que cicatricen sus heridas. Otra posibilidad es que al hacer perforaciones en el tracto genital de las hembras, las sustancias activas contenidas en el eyaculado puedan pasar directamente a la hemolinfa de las hembras (esta es una sustancia que cumple funciones similares a las de nuestra sangre y que se encuentra en la cavidad corporal de los insectos, en contacto directo con los órganos internos), modificando directa y rápidamente algunos aspectos de la fisiología de las hembras. Por ejemplo, en el eyaculado de los machos de muchos insectos existen sustancias que afectan el sistema neuroendócrino de las hembras, provocando efectos tales como la disminución de la receptividad sexual a có-

pulas subsecuentes con otros machos, así como el incremento en la velocidad a la que los huevos maduran y son puestos, efectos que aumentarían la probabilidad de que el macho que produjo estas sustancias sea el padre de los hijos de la hembra. Pero estas modificaciones en la fisiología femenina podrían tener consecuencias negativas para la reproducción de las hembras, ya que, por ejemplo, las hembras de las mariposas no sólo obtienen espermatozoides al copular, sino que también se benefician de los nutrientes contenidos en cada eyaculado, por lo que a ellas les podría convenir recuperar su receptividad sexual más pronto de lo que les permiten las sustancias activas transferidas en el eyaculado. Esta situación nos lleva a predecir que la evolución debe favorecer la evolución de adaptaciones femeninas para contrarrestar los efectos negativos de las espinas. Esto podría explicar por qué en algunas especies (como la polilla gigante *Ascalapha odorata*, conocida en muchos lugares de nuestro país como la "mariposa de la muerte") han evolucionado tractos reproductores "reforzados" particularmente en las zonas donde hay contacto con las espinas de los machos.

Estas ideas están siendo evaluadas en estos momentos. Los resultados de estos estudios nos permitirán entender si la vida sexual de las mariposas es tan armoniosa como creíamos, o si está plagada de conflictos como la de... otras especies que conocemos.

Para saber más

Cordero C, Macías-Garcia C (2009) Darwin y el sexo violento. Ciencia, Octubre-Diciembre: 36-43.

Cordero C (2010) On the function of *cornut*i, sclerotized structures of the *endophallus* of Lepidoptera. Genetica 138: 27-35.

Dr. Carlos Cordero es Investigador Titular del Laboratorio de Ecología de la Conducta de Artrópodos (Dpto. de Ecología Evolutiva). Estudia la ecología y evolución de la conducta sexual y los genitales de insectos, actualmente se enfoca en las mariposas diurnas y nocturnas.





AÑOS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA



Febrero a noviembre 2011

Serie de televisión *Los retos de la ecología: pasado, presente y futuro*

Lunes de 9:00 a 10:00 hrs. del 21 de febrero al 04 abril de 2011, por canal 16 de la RED EDUSAT y simultáneamente por canal 22 de Televisión Abierta y www.cuaed.unam.mx/miradoruniversitario

Simposio *Pasado, presente y futuro de la ecología en México*

25 de abril

Seminarios *Fronteras en ecología y evolución*

Agosto a noviembre
Invitados internacionales

Publicaciones

Nuestros académicos reflexionan sobre la ecología
y conservación en México, 15 años después

Eventos culturales

Abril a diciembre
Música, exposiciones, teatro, danza

Entrega medalla Faustino Miranda

Cursos intensivos

Introducción al lenguaje R, Dr. Benítez Vieyra
Estadística espacial en R, Dr. Pierre Legendre
Métodos modernos en genómica, Dr. Pablo Vinuesa

Las fechas programadas para cada evento serán anunciadas con anticipación